



УДК 582.394.742(571.54)

Морфология спор видов ряда *Variantia* рода *Asplenium* (*Aspleniaceae*) из Байкальской Сибири

Spore morphology of the species of *Asplenium* ser. *Variantia* (*Aspleniaceae*) from Baikal Siberia

Б. Д.-Ц. Намзалова¹, А. И. Шмаков²

B. D.-Ts. Namzalova¹, A. I. Shmakov²

¹ Геологический институт СО РАН, 670047, ул. Сахьяновой, 6 а, Улан-Удэ, Республика Бурятия, Россия

¹ Geological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Sakhyanovoy st., 6a, 670047, Ulan-Ude, Russia

E-mail: namsab@mail.ru

² Южно-Сибирский ботанический сад, Алтайский государственный университет, Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия

² South-Siberian Botanical Garden, Altai State University, Lenina str. 61, 656049 Barnaul, Russia

E-mail: alex_shmakov@mail.ru

Ключевые слова: *Asplenium* L., Байкальская Сибирь, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), споры, морфология, систематика.

Key words: *Asplenium* L., Baikal Siberia, SEM, spore, morphology, taxonomy.

Аннотация. Методом сканирующей электронной микроскопии проведено сравнительное исследование морфологии спор трех видов р. *Asplenium* ser. *Variantia* (*A. altajense*, *A. nesii*, *A. tenuicaule*) из Байкальской Сибири. Выявлены морфологические отличия спор р. *Asplenium* на видовом уровне по признакам структуры периспория, наличию выростов и бугорков, а также по их перфорированности.

Summary. The method of scanning electronic microscopy is applied for comparative study of morphology of spores in 3 representatives of *Asplenium* ser. *Variantia* (*A. altajense*, *A. nesii*, *A. tenuicaule*) from the Baikal Siberia. Morphological differences among the studied species are revealed in the perisporium structure, presence/absence of outgrowths and number of perforations.

Введение

Сложный в таксономическом плане и полиморфный род *Asplenium* L. насчитывает в мировой флоре около 700 видов. В этом роде обычны процессы гибридизации и локальный эндемизм (Uvarova, Shmakov, 2010a; Viane, Reichstein, 2003). В Сибири наиболее сложной

и интересной является ser. *Variantia* (Chind et S. H. Wu) Schmakov из секции *Composita* (Diels) Fomin ex Schmakov (Uvarova, Shmakov, 2010b). В птеридофлоре Бурятии эта секция представлена тремя видами р. *Asplenium* – *A. altajense*, *A. nesii*, *A. tenuicaule* (Namzalova, Shmakov, 2009; Namzalova et al., 2010; Shmakov, 2009, 2011).

Споры у представителей сем. *Aspleniaceae* однолучевые, бобовидные, широкобобовидные, эллипсоидальные, иногда почти округлые; в очертании с полюса эллиптические или широкоэллиптические. Лезура, или апертура, короткая, с тонкими краями лучей. Спородерма часто образует прерывистую оторочку, периспорий сползающий, растрескивающийся. Скульптура спор складчатая, мелкозернистая, по складкам с острыми шипами, изредка с разветвленными на верхушке (Bobrov et al., 1983; Tryon, Lugardon, 1991). Согласно А. Ф. Трюон и В. Лугардон (1991) и Л. Регалато, С. Санчес (2002), периспорий у видов р. *Asplenium* с выраженными сгибами, имеющий гребневидные, шиповатые выросты, или покрытые сетчатым узором, обычно с мно-

гочисленными отверстиями на участках между сгибами.

Морфологической особенностью спор видов р. *Asplenium* является значительное развитие оболочек и складок, а также характерно присутствие колумелл в основании периспория (Bobrov et al., 1983; Tardieu-Blot, 1965; Tryon, Lugardon, 1991; Tryon R. M., Tryon A. F., 1982).

Материалы и методы

Для выяснения морфологии спор нами исследован споровый материал из гербария, собранного с территории Республики Бурятия и хранящегося в Гербарии Южно-Сибирского ботанического сада (АЛТВ, г. Барнаул). Были взяты типичные по внешнему облику (габитусу) образцы трех видов р. *Asplenium* с созревшими спорами.

Исследования проводились в лаборатории водной экологии Института водных и экологических проблем СО РАН (ИВЭП СО РАН, г. Барнаул) на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Hitachi S-3400N. Образцы спор фиксировали на двустороннем скотче. Напыле-

ние проводили золото-паладиевой (Au/Pd) смесью методом ионного напыления в вакууме (SC 7620 Mini Sputter Coater), в течение 180 секунд, при постоянном токе 20 А. Все образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума. Поверхность образцов сканировали при ускоряющем напряжении 10 кВ и при увеличении от 1500 до 16000 раз. Измерения параметров спор проводили с помощью программы PhotoM 1.0. с 25-кратной повторностью. Для статистической обработки морфометрических данных использовали программу «Statistica 10». Анализ проводился по следующим морфологическим признакам: 1 – большой экваториальный диаметр, мкм; 2 – малый экваториальный диаметр, мкм; 3 – полярная ось, мкм.

Цель данного исследования состоит в сравнительном исследовании морфологии спор р. *Asplenium* и оценке систематической ценности полученных данных. Ниже приводятся морфологические описания и оригинальные микрофотографии спор трех видов р. *Asplenium* с территории Байкальской Сибири.

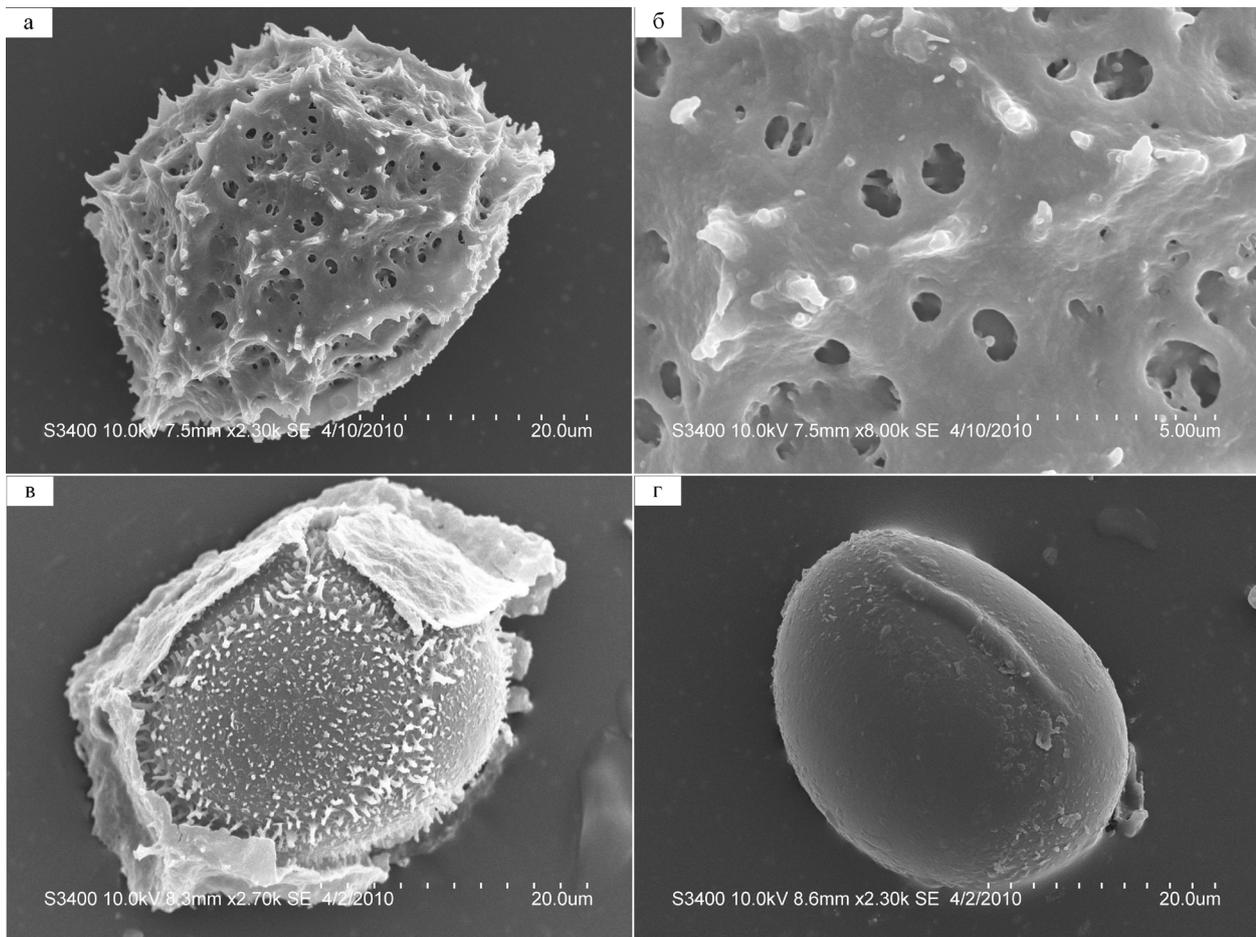


Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Asplenium altajense*: а – общий вид споры; б – увеличенный фрагмент; в, г – спора с разрушенным периспорием, г – спора с проксимальной стороны и со стороны лезуры.

Результаты и обсуждение

Asplenium altajense Kom. – костенец алтайский (рис. 1 а-г). Споры билатеральные, однолучевые, овальной формы. В очертании с экватора плоско-выпуклые или двояковыпуклые, в очертании с полюса широкоэллиптические. Размеры спор, вместе с периспорием: большой экваториальный диаметр (32,22) 36,79–42,25 (49,54) мкм, малый экваториальный диаметр (24,3) 28,58–30,52 (35,76) мкм. Полярная ось (24,6) 28,35–29,97 (32,9) мкм. Размеры спор без периспория: большой экваториальный диаметр (27,3) 30,2–32,5 (36,6), малый экваториальный диаметр (23,4) 24,5–25,5 (26,6) мкм, полярная ось (18,9) 21,35–23,30 (26,6) мкм, лезура длиной (11,23) 14,57–16,33 (18,8) мкм, шириной (1,6) 1,69–1,97 (2,2). Периспорий гребенчатый, толщина его колеблется от 0,9–1,9 мкм. Гребни в основном не сливаются. На гребнях и по поверхности периспория имеются зубцы и небольшие выросты. Поверхность периспория усложнена перфорацией. Перфорации 0,6–1,9 мкм диаметром.

В исследованиях К. В. Черных с соавт. (Chernykh et al., 2007) споры *Asplenium altajense* из Байкальской Сибири характеризуются как овальные, реже бобовидные, двояко- или плосковыпуклые. Поверхность ячеек мелкоточечная с небольшими и редкими бугорками.

Исследованные образцы: «Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. п. Аршан, Вост. Саяны, левый борт р. Кынгарга, 51°55′48.7″ с. ш. 102°25′17.5″ в. д., 991 м над ур. м., в расщелинах, 27 VI 2009. Намзалова Б.»; «Республика Бурятия, окр. курорта Аршан, Вост. Саяны, Тункинские гольцы, 51°55′39.4″ с. ш. 102°25′26.6″ в. д., 975 м над ур. м., правый борт р. Кынгарга, в расщелинах, 27 VI 2009. Намзалова Б.»; «Республика Бурятия, Тарбагатайский р-н, южный макросклон хр. Цаган-Дабан, Тугнуйские столбы, в трещинах останцов, 11 VIII 2009. Чимитов Д.Г., Пяк А.И.».

Asplenium nesii Christ. – к. Несси (рис. 2 а-г). Споры билатеральные, однолучевые, почти бобовидной формы. В очертании с экватора

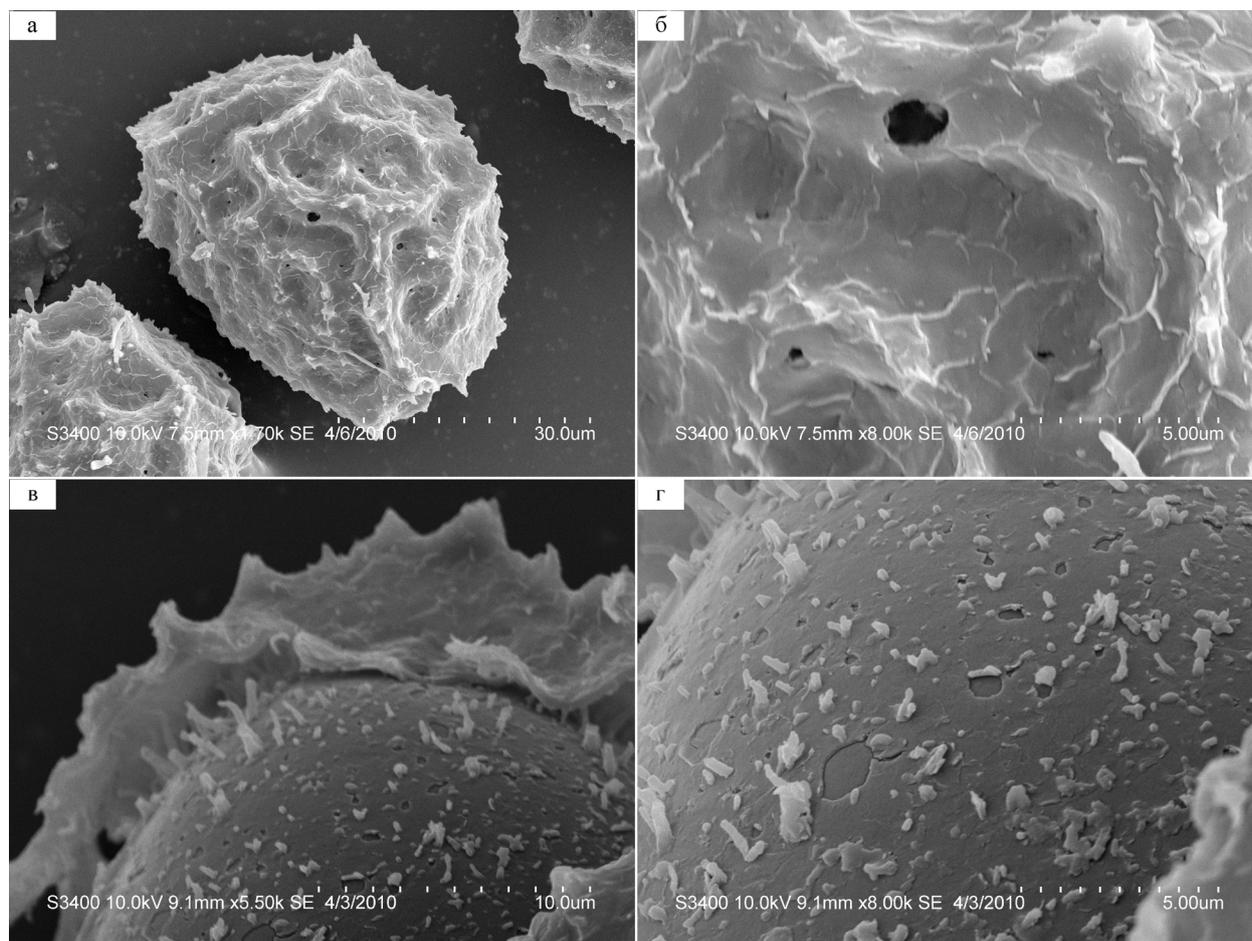


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Asplenium nesii* Christ: а – общий вид споры; б – увеличенный фрагмент; в, г – спора с разрушенным периспорием, г – поверхность экзоспория с колумеллами.

плоско-выпуклые или двояковыпуклые, в очертании с полюса широкоэллиптические, почти округлые. Большой экваториальный диаметр (37,22) 44,15–49,8 (59,7) мкм, малый экваториальный диаметр (33,2) 32,30–45,60 (55,2) мкм. Полярная ось (29,3) 33,45–35,45 (40,9) мкм. Периспорий гребенчато-ячеистый, толщина его колеблется от 0,3–0,4 мкм. Гребни в местах слияния образуют утолщения. На гребнях имеются зубцы и небольшие выросты. Поверхность периспория между ячейками и на гребнях усложнена четко выраженным мелкосетчатым рисунком и очень редкой перфорацией, 0,6–1,9 мкм диаметром. Периспорий легко спадающий, с колумеллами, растрескивающийся. На рисунках 2в и 2г видна поверхность экзоспория с оставшимися колумеллами, после частичной утраты периспория.

По другим данным (Chernykh et al., 2007) споры у *Asplenium nesii* овальные, или бобовидные, двояко или плоско выпуклые. Периспорий ячеисто складчатый, складчатость выражена нечетко; поверхность в целом мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: «Республика Бурятия, окр. курорта Аршан, Вост. Саяны, Тункинские гольцы, 51°55′39.4″ с. ш. 102°25′26.6″ в. д., 975 м над ур. м., правый борт р. Кынгарга, в расщелинах, 27 VI 2009. Намзалова Б.»; «Республика Бурятия, окр. курорта Аршан, Вост. Саяны, Тункинские гольцы, 51°55′40.3″ с. ш. 102°25′28.4″ в. д., 1034 м над ур. м., правый борт р. Кынгарга, в расщелинах, 27 VI 2009. Намзалова Б.».

Asplenium tenuicaule Hayata – к. тонкостебельный (рис. 3 а-г). Споры билатеральные, однолучевые, овальной формы. В очертании с экватора плоско-выпуклые или двояковыпуклые, в очертании с полюса широкоэллиптические. Большой экваториальный диаметр (40,6) 46,50–47,50 (52,4) мкм, малый экваториальный диаметр (24,4) 31,20–37,20 (40,4) мкм. Полярная ось (24,6) 30,56–34,66 (40,0) мкм. Периспорий ячеисто-складчатый, толщина его колеблется от 1,3–7,3 мкм. Ячеи выражены неясно, внутри ячеек имеются немногочисленные выросты и бугорки. Стенки складок тонкие, имеют зубцы

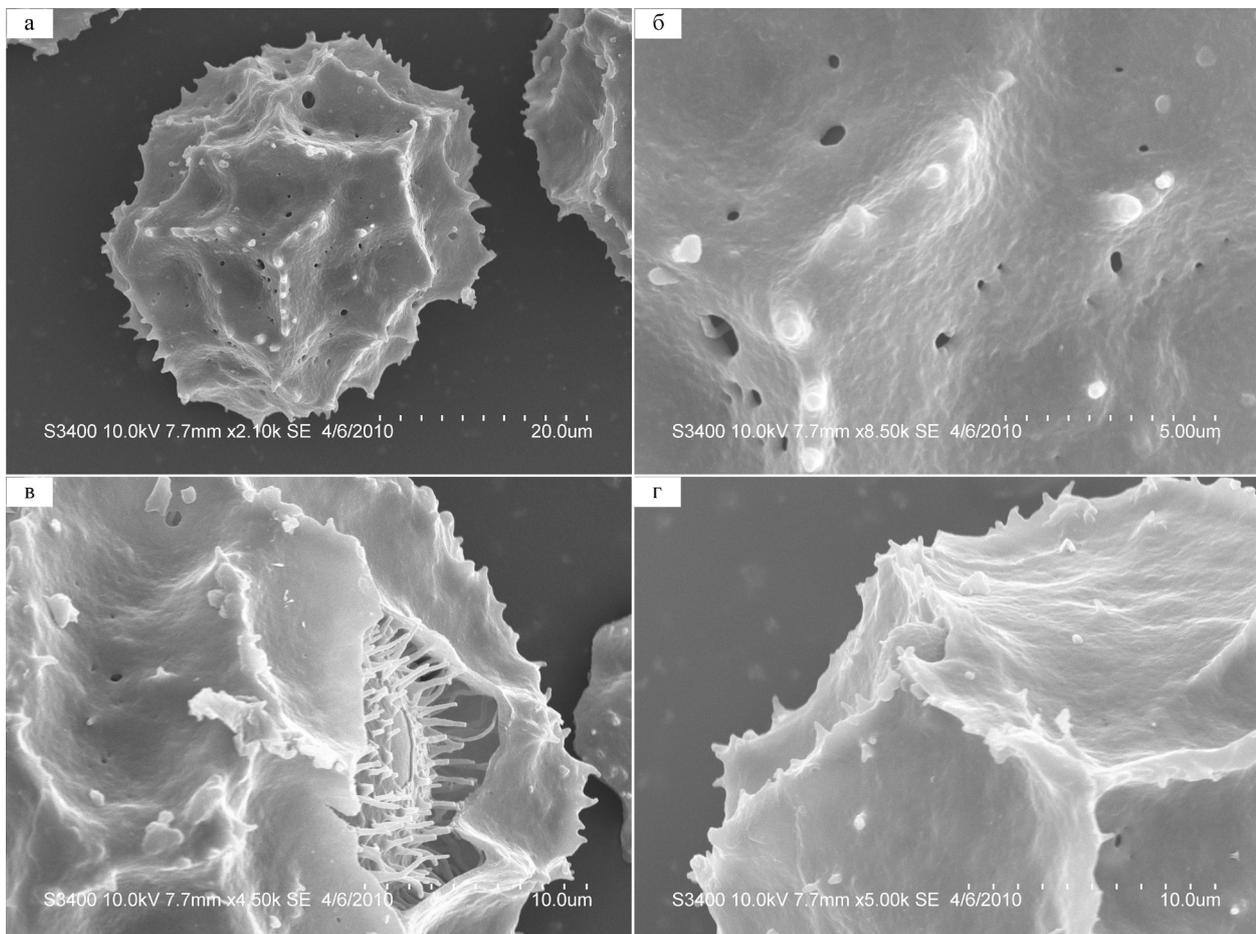


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Asplenium tenuicaule* Ching.: а – общий вид споры; б – увеличенный фрагмент; в – фрагмент споры с разрушающимся периспорием и колумеллами; г – контур споры.

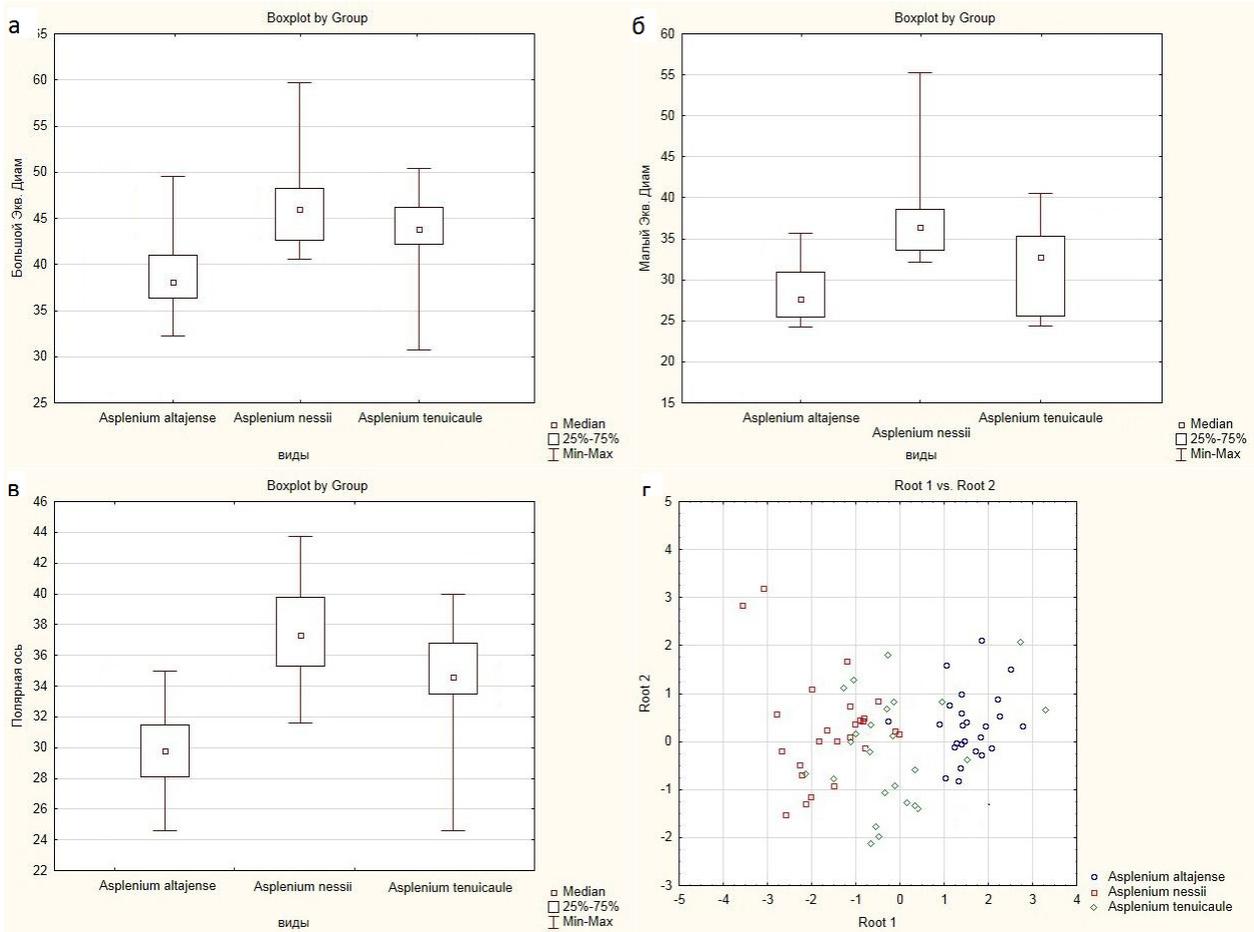


Рис. 5. Сравнительный анализ средних величин морфометрических показателей спор (мкм) *Asplenium altajense*, *A. nesii* и *A. tenuicaule*: а – большой экваториальный диаметр; б – малый экваториальный диаметр; в – полярная ось, г – проекция объектов групп *Asplenium altajense*, *A. nesii*, *A. tenuicaule* в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по суммарным морфометрическим показателям спор.

и небольшие выросты. Поверхность периспория внутри ячеек без видимых рисунков, немного неровная, мелкобугристая, видимая только при хорошем увеличении (x8000 раз и более). Без перфорации, или они единичны. Периспорий с колумеллами, легко спадающий, растрескивающийся.

Так как растения не были ранее отмечены для Бурятии, нами проводился анализ фотоизображений спор, сходных по габитусу видов. Для идентификации видовой принадлежности были проанализированы фотоизображения спор *Asplenium tenuicaule* (рис. 4) из китайского Гербария (PE) и *A. daghestanicum* (Viane, 1987). В результате сравнения спор этих видов, мы пришли к заключению, что фотографии спор, полученных нами, идентичны спорам *Asplenium tenuicaule* из китайского гербария.

Исследованные образцы: «Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. курорта Аршан, Вост. Саяны, Тункинские гольцы, 51°55′39.4″ с. ш.

102°25′26.6″ в. д., 975 м над ур. м., правый борт р. Кынгарга, в расщелинах, 27 VI 2009. Намзалова Б.»; «Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. курорта Аршан, Вост. Саяны, 51°56′04.0″ с. ш. 102°25′30.4″ в. д., 1013 м над ур. м., правый борт р. Кынгарга, в расщелинах, 27 VI 2009. МЭА 1373 (ALTВ)».

Анализ средних величин (рис. 5 а-в) по трем морфометрическим показателям спор показал, что самые крупные параметры имеют споры *Asplenium nesii*, а самые минимальные значения у спор *A. altajense* (табл.).

Дискриминантный анализ по совокупности морфометрических показателей наглядно иллюстрирует (рис. 5 г) области рассеивания объектов исследованных выборок, соответствующих видам. Выборки *A. nesii* и *A. altajense* образуют на графике, незначительно, но все же обособленные облака; *A. tenuicaule* занимает промежуточное положение.

Таблица

Средние значения по трем параметрам (большой и малый экваториальный диаметры, полярная ось) видов р. *Asplenium*

Диагностические признаки	<i>Asplenium altaicense</i>	<i>Asplenium nesii</i>	<i>Asplenium tenuicaule</i>
Большой экватор. диам.	38,63	46,29	43,24
Малый экватор. диам.	28,73	37,92	31,34
Полярная ось	29,71	37,72	34,55

Таким образом, исследования морфологии спор видов рода *Asplenium* показывают на наличие в скульптуре спор достаточно четких морфологических отличий между видовыми таксонами. Такие признаки, как структура периспория, наличие выростов и перфорированность могут в дальнейшем учитываться как диагностические признаки в определении данных видов. В результате изучения морфологии спор подтверждено наличие в птеридофлоре Республики Бурятия *A. tenuicaule*.

Благодарности. Авторы признательны зав. лабораторией водной экологии ИВЭП СО РАН (г. Барнаул), к. б. н. В. В. Кириллову и сотрудникам лаборатории за предоставленную возможность проведения исследований на СЭМ. Отдельную благодарность выражаем П. Г. Ефимову за предоставленные фотоизображения гербарных листов видов р. *Asplenium* из Гербария Института ботаники Академии наук Китая в Пекине (PE). Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-90715-моб_ст).

ЛИТЕРАТУРА

- Bobrov A. E., Kupryanova L. A., Litvintseva M. V., Tarasevich V. F.** Spore morphology of the Pteridophyta // Spore Pteridophyta and pollen gymnosperms and monocots plants flory european part of USSR. – Leningrad, 1983. – P. 6–49 [In Russian]. (**Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф.** Морфология спор Pteridophyta – Папоротникообразных // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. – Л., 1983. – С. 6–49).
- Chernykh K. V., Vershinin K. E., Kalyuzhnyy S. S.** On the morphology of some representatives of the family Aspleniaceae of the Baikal region // Proceedings of the First Russian pteridological conference and school - seminar on pteridology (Tomsk, Barnaul, 20–30 August 2007) [Trudy Pervoy rossiyskoy pteridologicheskoy konferentsii i shkoly-seminara po pteridologii]. – Tomsk: Publishing house of Tomsk University, 2007. – P. 176–178 [In Russian] (**Черных К. В., Вершинин К. Е., Калюжный С. С.** К морфологии спор некоторых представителей сем. Aspleniaceae из Прибайкалья // Труды Первой российской птеридологической конф. и школы-семинара по птеридологии (Томск–Барнаул, 20–30 августа 2007 г.). – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2007. – С. 176–178).
- Namzalova B. D.-Ts., Shmakov A. I.** *Asplenium nesii*, a new fern species to the Baikal Siberia // Turczaninowia, 2009. – Т. 12, № 3–4. – С. 63–65 [In Russian]. (**Намзалова Б. Д.-Ц., Шмаков А. И.** Новый для Байкальской Сибири папоротник *Asplenium nesii* Christ // Turczaninowia, 2009. – Т. 12, № 3–4. – С. 63–65).
- Namzalova B. D.-Ts., Chimitov D. G., Imetchenova O. V., Shmakov A. I.** New findings of the family Aspleniaceae Newman in Buryatiya (West Transbaikalia) // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, No. 3. – С. 73–74 [In Russian]. (**Намзалова Б. Д.-Ц., Чимитов Д. Г., Иметхенова О. В., Шмаков А. И.** Новые местонахождения видов семейства Aspleniaceae Newman в Бурятии (Западное Забайкалье) // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, № 3. – С. 73–74).
- Regalado L., Sánchez C.** Spore morphology as a taxonomic tool in the delimitation of three *Asplenium* L. species complexes (Aspleniaceae: Pteridophyta) in Cuba // Grana, 2002. – Vol. 41, No. 2. – P. 107–113.
- Shmakov A. I.** Synopsis of the Ferns of North Asia // Turczaninowia, 2009. – Т. 12, № 3–4. – С. 88–148 [In Russian]. (**Шмаков А. И.** Конспект папоротников Северной Азии // Turczaninowia, 2009. – Т. 12, № 3–4. – С. 88–148).
- Shmakov A. I.** Ferns of North Asia. – Barnaul: АРТИКА, 2011. – 209 с. [In Russian]. (**Шмаков А. И.** Папоротники Северной Азии. – Барнаул: АРТИКА, 2011. – 209 с.).
- Tardieu-Blot M.-L.** Sur les spores d'Adiantaceae, Aspleniaceae, Thelypteridaceae et Athyriaceae de Madagascar // Pollen et Spores, 1965. – Vol. 7. – P. 319–338.
- Tryon A. F., Lugardon B.** Spores of the Pteridophyta. – Springer, Berlin, 1991. – 856 p.
- Tryon R. M., Tryon A. F.** Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. Springer-Verlag, New York, 1982. – 757 p.
- Uvarova O. V., Shmakov A. I.** Detection of hybrid origin of *Asplenium* species with RAPD-PCR method // Turczaninowia, 2010a. – Vol. 13, iss. 1. – P. 129–134 [In Russian]. (**Уварова О. В., Шмаков А. И.** Выявление гибридного происхождения представителей рода *Asplenium* L. с помощью RAPD-PCR-метода // Turczaninowia, 2010a. – Т. 13, вып. 1. – С. 129–134).

Uvarova O. V., Shmakov A. I. Variability of representatives genus *Asplenium* L. from Altai based on RAPD-PCR // 2nd Moscow International Conference “Molecular Phylogenetics MolPhy-2” (Moscow, 18–21 May 2010). – Moscow, 2010b. – P. 176–177.

Viane R. L. L. Notes about *Asplenium* I. *Asplenium quezelii*, a pseudo-endemic species identical with *A. daghestanicum* (Aspleniaceae: Pteridophyta) // Fern Gazette, 1987. – Vol. 13. – P. 143–149.

Viane R. L. L., Reichstein T. Notes on new or interesting *Asplenium* species from western Asia, including comments on Ching & Wu (1985) and Fraser–Jenkins (1992). *Reliquiae Reichsteinianae* // Pteridology in the new Millennium / Eds. S. Chandra, M. Srivastava. – Kluwer Academic Publishers, 2003. – P. 73–105.